Zur Kenntnis der Exodermis der Asclepiadaceen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Rostock

vorgelegt von

Arthur Francke
aus Lauban in Schlesien

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1927

Referent: Professor Dr. H. v. Guttenberg

Sonderabdruck aus „Planta“ Bd. 3, Heft 1

Einleitung.

Die beiden Schutzscheiden der Wurzel wurden früher als äußere und innere Endodermis bezeichnet; die erstgenannte entspricht der oder den äußersten Lagen des Rindenparenchyms, die zweite bildet seine innerste Schicht. Für die äußere Scheide ist heute der Name Exodermis ziemlich allgemein eingeführt, eine Bezeichnung, die auch hier beibehalten werden soll, und zwar auch in den Fällen, wo ältere Autoren noch das Wort Endodermis verwendeten. Diese eigenartige und typische Schicht ist schon vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. So unter anderen durch LEITGEB (1865), VON HÖHNEL (1877), JUEL (1884), VAN WISSELINGH (1886), L. KELLER (1889), MEINECKE (1894), KRÖMER (1903), MÜLLER (1906).

In seiner Arbeit „Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt" berichtete v. HÖHNEL (1877) eingehend über den Bau und die Verbreitung der Wurzelexodermis. Er kam zu dem Schluß, daß diese in allen Wurzeln vorhanden sei, und daß zwischen der Exodermis der Luftwurzeln und der der Erdwurzeln Differenzen im Bau der Zellen und im Chemismus der Wände vorliegen. Nach VON HÖHNEL bestehen die Luftwurzelexodermen aus zwei miteinander abwechselnden Zelltypen, Langzellen und Kurzzellen. Erstere sind langgestreckt und verkorkt, letztere aber kegelstutzförmig, zartwandig und unverkorkt. Dieser Unterschied soll bei Erdwurzeln mehr und mehr verschwinden, d. h. die Kurzzellen geben ihre typische Form auf, ähneln mehr den Langzellen und verkorken mehr oder weniger stark. Wie aber aus einigen späteren und aus der vorliegenden Arbeit hervorgeht, läßt sich die Auffassung v. HÖHNELS nicht aufrecht erhalten. L. KELLER (1889) z. B. wies bei *Hoya carnosa* nach, daß die Exodermiszellen beider Wurzelarten gleich sind. KRÖMER (1903), der die Exodermis als Kurzzellen-Interkutis bezeichnet, sagt, daß sie sich aus „Endodermzellen", worunter er typisch verkorkte

Exodermiszellen versteht, und besonders geformten Zellen mit unverkorkten Wänden — den Kurzzellen — zusammensetzt. In einer allgemeinen Besprechung der Kurzzellen (S. 38ff.) macht Krömer darauf aufmerksam, daß bei diesen Radial- und Innenwände relativ dünn sind, die Außenwand aber verdickt wird, und zwar entweder vom Protoplasten der darüberliegenden Wurzelhautzelle oder vom Protoplasten der Kurzzelle selbst. Der erste Verdickungsmodus soll nur für Luftwurzeln in Frage kommen, der andere aber nur für Bodenwurzeln, von denen z. B. *Vincetoxicum officinale*, *Eucharis*, *Menyanthes trifoliata* und verschiedene andere untersucht wurden.

Auf eine ganz eigenartige Verdickung der äußeren Kurzzellenwand machten P. Groom (1893) und Scott und Sargant (1893) bei den Luftwurzeln von *Dischidia Rafflesiana* aufmerksam. Vor allem gibt P. Groom eine eingehende Schilderung der Verhältnisse.

Nach ihm sind die kegelstutzförmigen Zellen an der Außenwand stark verdickt, während ihre anderen Zellwände dünn und dabei verkorkt und verholzt sind. Die Kurzzellen zeichnen sich durch hohen Plasmagehalt und einen deutlichen Zellkern aus im Gegensatz zu den benachbarten Exodermiszellen. Im weiteren gibt Groom eine eingehende Beschreibung der verdickten Außenwand. Der Lamellenverlauf von außen nach innen betrachtet wäre folgender: eine Zelluloselamelle, die zu der epidermalen Zelle gehört, eine sehr starke verkorkte und verholzte Schicht, die deutliche radiale Streifen zeigt. Bei einem Oberflächenbild entsprechen die Streifen kleinen Punkten, die der Zelle das Aussehen einer Siebplatte geben. Groom schließt daraus, daß die Wand entweder von feinen Kanälen oder Stäben durchzogen ist. Scott und Sargant dagegen geben an, daß die Innen- und Radialwände der „Passage cells", wie sie hier genannt werden, nicht verkorkt sind, und auch die Außenwand nur teilweise. Auf deren feinere Struktur gehen diese Autoren nicht weiter ein.

Die bisherigen Untersucher sind sich also über den Bau dieser eigenartigen Zellen nicht einig. Überdies gewann Herr Professor v. Guttenberg bei einer gelegentlichen Nachuntersuchung den Eindruck, daß alle bisherigen Angaben nicht stimmten, und gab daraufhin die Anregung zu vorliegender Arbeit.

Im wesentlichen sollten folgende Punkte geklärt werden: Welche Struktur haben die Verdickungen der Außenwand, sind sie eine Besonderheit der *Dischidien*, oder sind sie auch in Wurzeln anderer *Asclepiadaceen* auffindbar? Hängt die eigentümliche Ausbildung der Außenwand irgendwie mit der epiphytischen Lebensweise der genannten Gattung zusammen, ist sie also ein besonderes Merkmal von Luftwurzeln, oder läßt sie sich auch an Erdwurzeln nachweisen? Sind die restlichen Wände tatsächlich verkorkt, und unterscheiden sie sich dadurch von

den Kurzzellen anderer Exodermen, die in ihrer Eigenschaft als Durchlaßzellen der Verkorkung entbehren? Schließlich war es naheliegend, die Frage nach der Entwicklungsgeschichte der „Verdickungen" so weit wie möglich zu beantworten.

Der Untersuchung unterworfen wurden folgende Asclepiadaceen:

1. Pflanzen mit Luftwurzeln: *Dischidia Rafflesiana* Wall, *D. Griffithii* Hook. fil. und *D. Collyris* Wall.

2. Pflanzen mit Luft- und Erdwurzeln: *Hoya carnosa R. Br.*, *Ceropegia bulbosa* Roxb.

3. Pflanzen nur mit Erdwurzeln: a) succulente: *Huernia macrocarpa* Schweinf., *Stapelia trifida* Todaro. b) Nicht succulente: *Cryptolepis* sp., *Gomphocarpus macroglossus* Turcz., *Marsdenia Condurango* Rchb. fil., *Asclepias syriaca L.*

Das Alkoholmaterial von *Dischidia Griffithii, D. Collyris, Huernia macrocarpa, Cryptolepis* und *Marsdenia Condurango* wurde in liebenswürdiger Weise von Herrn Professor Dr. Diels aus den Beständen des botanischen Museums zu Berlin zur Verfügung gestellt. Alle anderen Wurzeln wurden dem Gewächshaus des botanischen Gartens der Universität Rostock entnommen, *Dischidia Rafflesiana* aus der Sammlung des botanischen Instituts Rostock.

Bevor ich zu dem speziellen Teil der Arbeit übergehe, möchte ich Herrn Professor Dr. von Guttenberg, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit angefertigt wurde, für seine vielfache Unterstützung und Anregung meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Dischidia Rafflesiana.

Dischidia Rafflesiana ist ein epiphytisches Gewächs, das zweierlei Blätter entwickelt, von denen die einen normale Form, die anderen aber Kannen- oder Krugform besitzen. In letztere wachsen Luftwurzeln hinein, deren Bau Groom (1893, S. 238) eingehend beschreibt.

Den aufgeworfenen Fragen entsprechend gelten die folgenden Beobachtungen nur den beiden äußersten Zellschichten, der epidermalen Schicht und der Exodermis. Unter ersterer soll diejenige Zellreihe verstanden werden, die von früheren Autoren (z. B. Nicolai 1865, Leitgeb 1865, Krömer 1903) als Epiblem, von anderen (z. B. v. Höhnel 1877) als Epidermis, von Haberlandt ihrer Funktion nach als Absorptionsgewebe bezeichnet wurde. Die Bezeichnung „Epidermalschicht" wurde deshalb gewählt, weil dieses Gewebe bei den von mir studierten Objekten nur zum Teil als Absorptionsgewebe angesprochen werden kann und in manchen Fällen seiner Funktion nach eher einer Epidermis auch im physiologischen Sinne entspricht.

Bei den angefertigten Präparaten wurde von einer Trennung zwischen den Kannenwurzeln und den sonstigen, der Achse entspringenden Adventivwurzeln, die die Pflanze am Substrat befestigen, Abstand genommen, da Unterschiede, die besonders erwähnenswert wären, nicht festzustellen waren. Leider stand nur älteres Alkoholmaterial

in diesem Fall zur Verfügung, so daß nur Freihandschnitte ausgeführt werden konnten, die aber doch alle wichtigen Einzelheiten gut zeigten.

Der anatomische Bau der beiden in Frage kommenden Zellschichten wird am klarsten bei der Betrachtung eines Längsschnittes. In einer lückenlosen und regelmäßigen Reihe verläuft außen die epidermale Schicht, die nur aus einer einzigen Zellreihe besteht, und unter ihr liegt, ebenfalls ohne Interzellularräume aufzuweisen, die Exodermis, die sich nahezu von der Wurzelspitze an bis zur Basis hinstreckt. Betrachten wir nun die epidermale Schicht genauer, so läßt sich folgendes feststellen (Abb. 1)[1]).

An den Spitzen junger Wurzeln sind die einzelnen Zellen gut erhalten und entwickeln — fast stets nur auf einer Seite der Wurzel —

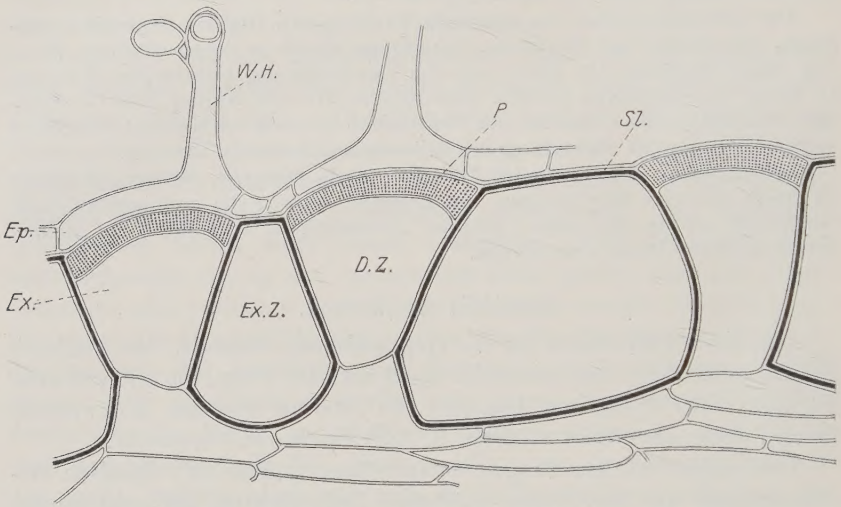

Abb. 1. Längsschnitt durch eine Luftwurzel von *Dischidia Rafflesiana*.

stellenweise Wurzelhaare. Allem Anschein nach entstehen sie auf der Seite, die mit dem Substrat in Berührung steht (siehe auch Groom 1893, S. 237). Hinter dieser kurzen Zone beginnen dann die Zellen stark zu kollabieren und verlieren schließlich ihre äußere Tangentialwand, so daß nur noch die Innenwände und die derben Radialwände stehen bleiben, die durch ihre charakteristische Form besonders auffallen. Entweder laufen sie spitz aus oder — was meistens der Fall — sind sie nach einer oder beiden Seiten hakenförmig umgebogen

[1]) In allen Abbildungen bedeuten: *DZ* = Durchlaßzelle; *Ep* = epidermale Schicht; *Ex* = Exodermis; *ExZ* = Exodermiszelle; *K* = Zellkern; *Ml* = Mittellamelle; *P* = Polster; *Rp* = Rindenparenchym; *Rw* = Rest der Radialwand; *Sl* = Suberinlamelle; *WH* = Wurzelhaar.

(Abb. 2 und 3). Diese Umwandlung zeigt ohne weiteres, daß die Zellen nur kurze Zeit der Absorption dienen, dann aber in Haftorgane umgewandelt werden, die zum besseren Festhalten der Wurzeln geeignet sind.

Über den feineren Bau und die chemische Beschaffenheit der Wände wurde folgendes ermittelt. Schon ohne Einwirkung von Reagentien lassen sich an den Radialwänden sehr gut zwei Lamellen unterscheiden (Abb. 5). Als dünner, dunklerer Strich zieht sich zwischen zwei dickeren Membranen die Mittellamelle entlang, die den Reaktionen entsprechend verholzt ist (Phloroglucin-Salzsäure färbt sie rot). Gegen Sudan-Glyzerin verhalten sich die primären und sekundären Membranschichten neutral. Chlorzinkjod färbt die Mittellamelle dunkelbraun, die seitlichen dagegen gelblich mit einem bläulichen Schein. Nach einer kurzen Behandlung mit Schulzeschem Gemisch und nachfolgendem Auswaschen mit Wasser färbt Chlorzinkjod die sekundären Lamellen rein blau.

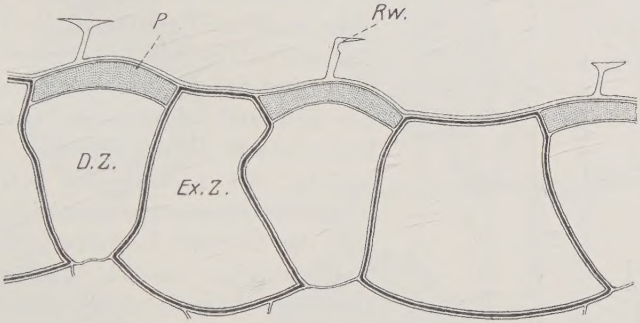

Abb. 2. Wie Abb. 1, nur etwas schwächer vergrößert.

Diese bestehen also im wesentlichen aus Zellulose und sind anscheinend schwach verholzt. Ein ähnliches Verhalten fand Krömer (1903, S. 50) bei der Innenlamelle der Exodermiszellen von *Phönix dactylifera*. Verkorkung war nirgends zu finden, und ebenso fehlte eine Cuticula vollständig. v. Höhnel (1877, S. 647) und Krömer (1903, S. 2) fanden bei ihren Objekten, daß eine schwache Verkorkung bisweilen von innen her eintreten kann; niemals aber findet die Ausbildung einer regelrechten „Kutinlamelle" statt. P. Groom und Scott und Sargant (1893) wollen aber eine solche wenigstens an den Wurzelhaaren von *Dischidia* festgestellt haben. Eine Nachprüfung ergab keine Bestätigung dieser Angaben.

Fest und lückenlos mit der epidermalen Schicht verbunden ist die darunter liegende Zellreihe, die Exodermis (Abb. 1 u. 2). Sie setzt sich auch bei *Dischidia* aus zwei verschiedenartigen Zelltypen, die in regelmäßiger Reihenfolge miteinander abwechseln, zusammen. Die einen,

die ich im folgenden als „Exodermiszellen" bezeichnen will, sind mehr oder weniger in der Richtung der Wurzel langgestreckt und erscheinen wesentlich größer als die „Durchlaßzellen", wie die zweite Zellart nach ihrer Funktion am besten genannt wird (Abb. 1 u. 2). Diese Durchlaßzellen sind bis auf die Außenwand außerordentlich zartwandig und im Längsschnitt in ihrer Form mit einem stumpfen Keil vergleichbar, der zwischen die Exodermiszellen eingeschoben ist. Im Oberflächenbild (Abb. 4) erscheinen die Exodermiszellen wesentlich länger, an den Berührungsstellen mit den Durchlaßzellen aber ausgebuchtet, so daß sie eine ungefähr hantelförmige Gestalt annehmen. Die Durchlaßzellen selbst sind hier mehr oder weniger rund. Lücken zwischen beiden Zelltypen bestehen nicht.

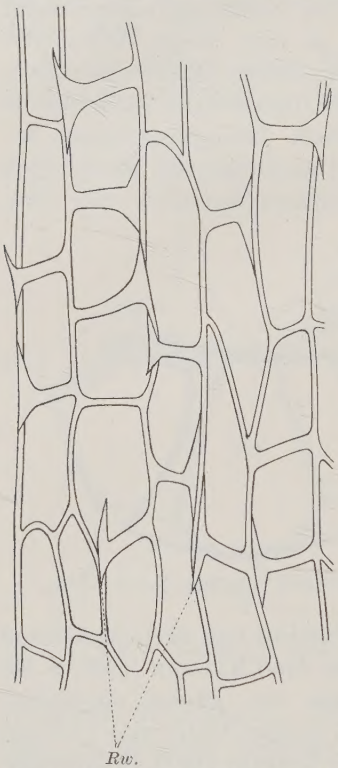

Abb. 3. Oberflächenbild der epidermalen Schicht von *Dischidia Rafflesiana*.

Betrachten wir nun zunächst den Bau einer einzelnen Exodermiszelle. Bei einer Vorbehandlung mit Eau de Javelle läßt sich unter dem Mikroskop erkennen, daß die Zellwand allseits aus einer mittleren, stark lichtbrechenden Lamelle besteht, der nach beiden Seiten eine dünne Membran aufgelagert ist. Wurde nun der Schnitt in Sudanglyzerin gelegt, so zeigte es sich, daß die lichtbrechende Lamelle den Farbstoff stark speichert, also verkorkt ist, die anderen beiden Lamellen dagegen ungefärbt bleiben. Chlorzinkjod nach vorhergehender Einwirkung von SCHULZEschem Gemisch färbte die der Korklamelle aufliegenden Membranen mehr oder weniger blau, zeigte also Zellulose an. Da aber bei alleiniger Chlorzinkjodbehandlung keine reine Blaufärbung auftritt, handelt es sich nicht um reine Zellulose; sie ist wohl schwach verholzt. Immerhin dürfte es gestattet sein, diese Schichten im folgenden als Zelluloselamellen zu bezeichnen. Bei Einwirkung von Phloroglucin-Salzsäure auf den Schnitt ließ sich ein feiner roter Strich erkennen, der an der äußeren Tangentialwand zwischen der zur epidermalen Zelle gehörigen Membran und der äußeren Zelluloselamelle der Exodermiszelle verläuft. In der gemeinsamen Radialwand zwischen einer Durchlaß- und einer Exodermiszelle aber findet sich der Streifen dicht an der

Korklamelle an deren Außenseite. Es handelt sich also um die Mittellamelle, die verholzt ist, Mit Chromsäure gelang es, sie zu lösen; dabei blieb nur die Korklamelle erhalten, da auch die beiden Zelluloselamellen aufgelöst wurden. Ferner konnte man erkennen, daß nur die Exodermiszellen eine Suberinlamelle besitzen, da die Durchlaßzellen

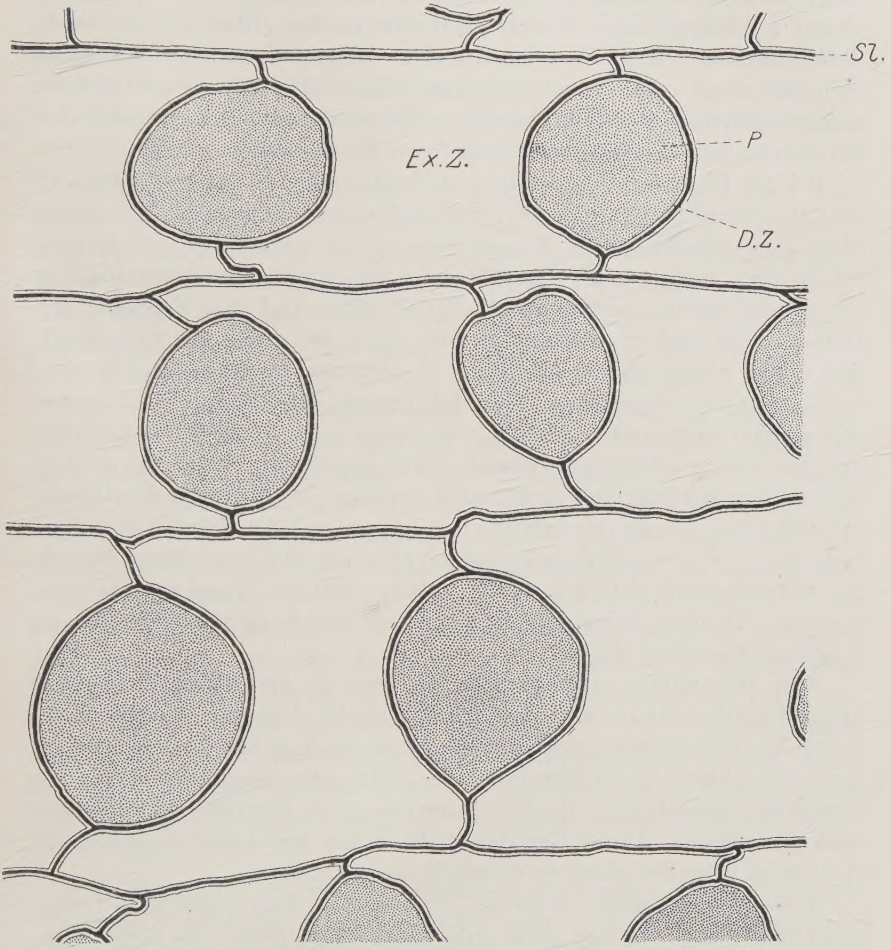

Abb. 4. Oberflächenbild der Exodermis von *Dischidia Rafflesiana*.

bis auf ihre äußere Wand verschwanden. Auffällig ist die verschiedene Zahl der Lamellen an Außen- und Seitenwänden. Außen finden wir folgende Reihenfolge: 1. die zur epidermalen Zelle gehörige Zellulosemembran, 2. die verholzte Mittellamelle, 3. eine äußere Zelluloselamelle, 4. die Korklamelle und 5. eine innere Zelluloselamelle; an den Radialwänden:

1. Zellulosemembran, die die Zellwand der Durchlaßzelle darstellt, 2. verholzte Mittellamelle, 3. Korklamelle und 4. innere Zelluloselamelle. Der Unterschied liegt in der Lamelle 3 der äußeren Wand, die seitlich fehlt. Ob sie von vornherein nicht angelegt oder im Laufe der Entwicklung wieder gelöst oder verdrängt wird, ließ sich nicht entscheiden. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch die von v. Höhnel (1877, Abb. 11 u. 12) wiedergegebenen Zeichnungen darzustellen. Bemerkt sei noch, daß Tüpfel oder lokale Verdickungen der Zellulosemembran nicht aufzufinden waren. Der Bau der inneren Tangentialwand, die an das Rindenparenchym anstößt, entspricht vollkommen dem Bau der mit den Durchlaßzellen in Berührung stehenden Radialwände.

Bei der Untersuchung der Durchlaßzelle wollen Scott und Sargant und P. Groom (1893) deren Verkorkung festgestellt haben. Wie schon oben kurz erwähnt wurde, kommt eine solche aber nur an Exodermiszellen vor, während die Radialwände und inneren Tangentialwände der Durchlaßzellen außerordentlich zart sind und aus Zellulose bestehen. Die äußere Tangentialwand aber ist ganz anders gebaut. Bei einem Vergleich der Angaben P. Grooms einerseits und Scotts und Sargants andererseits stellt sich heraus, daß diese nicht übereinstimmen. Groom unterscheidet, von außen nach innen zu betrachtet, an den äußeren Tangentialwänden zwei Lamellen: 1. die zur epidermalen Zelle gehörige und 2. die stark verdickte Außenwand der Durchlaßzelle selbst, die er als verkorkt bezeichnet, und die eine radiale Streifung zeigt. Scott und Sargant aber geben an, daß die äußeren Wände nur teilweise verkorkt sind, da der mittlere Teil der Wand aus Zellulose besteht. In ihrer Zeichnung 12 tragen sie eine tangentiale Schichtung mehrerer Lamellen ein.

Eine Behandlung der Schnitte mit Eau de Javelle ergab nun ein außerordentlich klares und deutliches Bild der Außenwand. Den wirklichen Verhältnissen am nächsten kommen die Angaben Grooms. Schon bei schwächerer Vergrößerung kann man eine regelmäßige radiale Streifung wahrnehmen, die sich durch die ganze Verdickung hindurchzuziehen scheint. Unter Benutzung des 2 mm Apochromats gelang es, Aufschluß über die wirkliche Struktur zu bekommen.

Allseitig von einer (schwach verholzten) Zellulosemembran eingeschlossen liegt an der nach außen gekehrten Seite der kegelstutzförmigen Durchlaßzellen ein Körper, der von einer großen Zahl feiner Löcher durchsetzt ist, die in radialen Reihen dicht nebeneinander verlaufen. Die Abstände der einzelnen Löcher sind nach der Radialrichtung geringer als nach der tangentialen. Häufig sind es nur äußerst feine Striche, die die Trennung hervorrufen, so daß schon bei etwas tieferer Einstellung die Löcher zusammenzulaufen scheinen, und so leicht die Vermutung aufkommt, daß es sich um kleine Kanäle handelt,

die den Körper durchsetzen. Es ist anzunehmen, daß es Groom nicht gelang, die feinen querverlaufenden Trennungsstreifen zu erkennen, und er daher zur Annahme von Kanälen oder Stäben gelangte. Im optischen Schnitt läßt sich das Bild am besten mit einem äußerst feinen Gitter vergleichen, während es räumlich betrachtet eine poröse oder wabige Struktur besitzt (Abb. 1). Betrachtet man das Polster im Oberflächenbild, so sieht man eine regelmäßige Verteilung zahlloser Poren insofern, als sie in etwa gleichen Abständen voneinander entfernt sind, so daß der Vergleich mit einer Siebplatte sehr nahe liegt (Abb. 4). Zur Klärung der Frage nach der stofflichen Natur der Durchlaßzellen und insonderheit der Polster wurden folgende Reaktionen angestellt.

Sudanglyzerin wurde weder von den dünnen Wänden noch vom Polster aufgenommen. Chlorzinkjod färbte nach längerer Vorbehandlung mit Eau de Javelle alle zarten Wände blau, das Polster aber gelblich braun. Nach vorhergehender Einwirkung von Schulzeschem Gemisch wurde auch das Polster schwach blau gefärbt. Konzentrierte Schwefelsäure wirkt auf letzteres nicht lösend ein, sondern ruft nur eine schwache Quellung hervor. Phloroglucin-Salzsäure färbt das Polster schwach rot und macht auch die Mittellamelle als feinen roten Strich sichtbar. Kongorot läßt das Polster rot erscheinen, Methylenblau blau; von konzentrierter Chromsäure (50 proz.) wird es angegriffen und nach längerer Zeit fast vollständig gelöst. Daraus läßt sich schließen, daß die dünnen Zellwände, also die Radial- und Innenwand, einschließlich der das Polster umgebenden Membranen als aus schwach verholzter Zellulose bestehend zu betrachten sind, während dieses stärker verholzt ist. Ebenso wie bei den Exodermiszellen ist auch hier die Mittellamelle verholzt. Es lassen sich nunmehr an der Außenwand folgende Schichten von außen nach innen zu unterscheiden: 1. die zur epidermalen Zelle gehörige Zellulosemembran, 2. die verholzte Mittellamelle, 3. eine Zellulosemembran, die als Fortsetzung der die ganze Durchlaßzelle auskleidenden Lamelle aufzufassen ist, 4. das verholzte Polster und 5. eine dieses nach dem Zellinnern zu abschließende Zellulosemembran. (Abb. 1).

Man kann hier, wie aus dem Gesagten hervorgeht, nicht von einer einfachen Verdickung der Außenwand reden. Wie deren eigentümlicher Aufbau aller Wahrscheinlichkeit nach zustande kommt, soll weiter unten bei einer anderen Asclepiadacee gezeigt werden.

Zum Vergleich wurden nun noch einige andere Dischidien herangezogen, die im wesentlichen dieselbe Anordnung im Bau aufweisen. Verschiedenheiten traten nur in der Struktur der Polster auf.

Bei *Disch. Griffithii* ist es noch etwas dicker und die löchrige Struktur gröber. So konnten hier etwa 6—8 Löcher in einer Radialreihe

gezählt werden, während ein etwas niedrigeres von *Disch. Raffl.* 8—10 erkennen ließ.

Disch. Collyris dagegen besitzt ein Polster mit feinerer Struktur. Die Löcher lassen sich nur als deutliche Punkte erkennen, die es radial durchziehen (Abb. 5).

Bevor zur Besprechung einer anderen Gruppe übergegangen wird, muß noch auf einen Vorgang aufmerksam gemacht werden, der wahrscheinlich zur Inaktivierung der Durchlaßzellen führt. In einem älteren Entwicklungsstadium legt nämlich die Durchlaßzelle eine Korklamelle an, die an den inneren Wänden und am Polster entlang läuft.

Abb. 5. *Dischidia Collyris;* Stück aus der Exodermis.

Auf ein derartiges Verhalten weist auch Krömer (1903, S. 55) bei den Nebenwurzeln von *Iris germanica* hin. Es ist das also ein Vorgang, der vielleicht öfter vorkommt (Abb. 14).

Hoya carnosa.

Die Angaben, die in der Literatur über die Exodermis von *Hoya carnosa* aufzufinden sind, sind außerordentlich spärlich. Zwar verbreitet sich L. Keller (1889) über den anatomischen Bau der Luft- und Erdwurzeln und erwähnt dabei, daß sich die Exodermis, wie ich es hier bei *Dischidia* beschrieben habe, abwechselnd aus Kurz- und Langzellen zusammensetzt. Des weiteren erwähnt Krömer (1903) verschiedentlich *Hoya*. Keiner von beiden aber macht auf eine ver-

dickte Außenwand der „Kurzzellen" aufmerksam; und doch ist eine solche deutlich als stark lichtbrechende Lamelle zu erkennen.

Hoya carnosa entwickelt Luft- und Erdwurzeln. Zur Verfügung stand lebendes Material, das teils frisch untersucht, teils mit Chromessigsäure fixiert wurde. Von dem eingebetteten Material konnten dünne Serienschnitte angefertigt werden. Als Färbungsmittel dienten Hämatoxylin-Eisenalaun, Eosin-Methylblau nach Mann und Sudanglyzerin. Bei letzterer Färbungsmethode wurden die Schnitte in Glyzerin-Gelatine aufbewahrt.

Ein Schnitt durch die Luftwurzeln läßt im großen und ganzen die-

Abb. 6. *Hoya carnosa*, Luftwurzel. Epidermale Schicht und Exodermis. Längsschnitt.

selben Einzelheiten erkennen, wie sie für *Dischidia* über die epidermale Schicht und die Exodermis beschrieben wurden.

Die Durchlaßzellen weichen zwar mehr oder weniger von der Kegelstutzform ab und gleichen in älteren Stadien, wie auch schon Keller (1889, S. 8) feststellt, nahezu den verkorkten Exodermiszellen; im Bau ihrer Außenwand lassen sich aber wieder ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Dischidia* feststellen. Das Polster ist auch hier allseitig von Lamellen umgeben und gibt mit Phloroglucin-Salzsäure die typische Holzreaktion. Farbstoffe, wie Hämatoxylin und Methylblau nahm das Polster intensiv auf, so daß es sich von allen anderen Zellwänden stark abhob. Eine genaue Identifizierung der feineren Struktur war nur bei stärkster Vergrößerung (2 mm Apochromat, Ocular 8)

möglich. In radialer Richtung ziehen sich Punktreihen hindurch, die außerordentlich fein angelegt sind, eine Zählung aber nicht mehr zulassen (Abb. 6).

Die Verteilung des Plasmas zeigte zwischen beiden Zellarten Verschiedenheiten. Die Exodermiszellen besitzen nur einen dünnen, wandständigen Protoplasten, der sehr leicht schrumpft, während der der Durchlaßzellen außerordentlich dicht, körnig und reichlich ist (Abb. 6). Doch soll darauf noch weiter unten eingegangen werden.

Verfolgt man die Exodermis nach der Wurzelspitze zu, so erkennt man, daß sie sich schon kurz hinter dem Vegetationspunkt von den anderen Zellgeweben differenziert. Schon früh werden die Korkla-

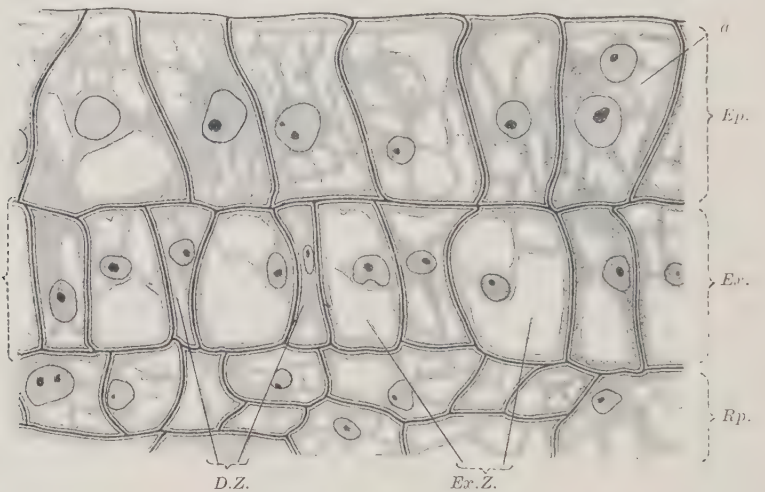

Abb. 7. *Hoya carnosa*, (in feuchtem Torf getriebene) Luftwurzel. Epidermale Schicht und Exodermis in sehr jungem Zustande aus einer Region in der Nähe der Wurzelspitzen. *a* = zweikernige Zelle der epidermalen Schicht. Längsschnitt.

mellen und die Polster in den entsprechenden Zellen angelegt. Zu einem einwandfreien Studium der Entwicklungsgeschichte eigneten sich die ersten Präparate aber nicht, da die dazu verwendeten älteren Wurzelspitzen stets stark verkorkt waren, und ihr Wachstum schon vor längerer Zeit eingestellt hatten. Um nun möglichst junge Luftwurzeln zu erhalten, wurden einige Triebstellen mit feuchtem Torf umwickelt. Nach kurzer Zeit schon hatten sich daraus kräftige Wurzeln entwickelt, die nun zur weiteren Untersuchung verwendet wurden.

Sie wurden wie früher mit Chromessigsäure fixiert und in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 10 μ, gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eisenalaun und Methylblau-Eosin nach Mann. zum Nachweis von Korklamellen mit Sudanglyzerin.

Die Exodermis entwickelt sich, wie schon erwähnt wurde, und worauf bei *Ceropegia bulbosa* noch näher eingegangen wird, in unmittelbarer Nähe des Vegetationskegels. Während in diesem ihre noch meristematischen Zellen einander vollkommen gleichen, tritt doch bald — noch unter der Wurzelhaube — eine Differenzierung der beiden Zellarten ein. Durch radiale Teilung werden außerordentlich schmale Zellen abgetrennt (Abb. 7). Einen ähnlichen Vorgang beschreibt Krömer (1903, S. 64) an einem Tangentialschnitt durch eine Wurzel von *Agapanthus praecox*. Im weiteren Entwicklungsgang nehmen die schmalen Zellen mehr und mehr die Kegelstutzform an, wodurch sie sich schon als die späteren Durchlaßzellen charakterisieren. Mit der fortschreitenden Ausbildung geht auch eine Veränderung der Protoplasten vor sich. Die Durchlaßzellen behalten ihr dichtes und reichliches Plasma; die Nachbarzellen aber enthalten nur noch den wandständigen Protoplasten, der sich auch später in den ausgebildeten Zellen vorfindet. Ein Unterschied in der Größe der Kerne war in diesem Stadium nicht festzustellen (Abb. 7). Im wesentlichen lag mir nun daran, die Entwicklung des Polsters zu erkennen. Es wäre ja möglich, daß eine ähnliche Bildungsweise vorliegt, wie sie von den „Faserkörpern" der Orchideen bekannt ist (Leitgeb 1865, Meinecke 1894), daß nämlich das Polster gar nicht aus der Durchlaßzelle, sondern aus dem darüber liegenden Dermatogen entsteht. Doch war diese Annahme irrig.

Die Beobachtungen wurden an mit Hämatoxylin-Eisenalaun gefärbten Präparaten vorgenommen, weil dieser Farbstoff von dem Polster gut aufgenommen wurde, und so die geringste Verdickung leicht erkennen ließ.

In jungem Zustande ist die Durchlaßzelle gleichmäßig von einer dünnen Zellulosemembran, der Primärlamelle, umgeben, auf die dann eine weitere aufgelagert wird. Die primäre Lamelle wird zusammengedrückt und verholzt allmählich. Nunmehr beginnt sich auch eine Veränderung der äußeren Tangentialwand bemerkbar zu machen. Die junge sekundäre Membran schwillt an den Seiten zuerst keulenförmig an. Diese Verdickungen schreiten nun gleichmäßig nach der Mitte zu fort, so daß sich die Außenwand schon bei schwacher Vergrößerung von der der Nachbarzellen als scharf abgegrenzter violetter Streifen abhebt. Die Verdickung entsteht also nicht durch Auflagerung neuer Lamellen, vielmehr wird neugebildete Substanz zwischen zwei Lamellen eingelagert. Es liegt also Intussuszeption vor im Gegensatz zu den Orchideen, bei welchen der „Faserkörper" frei in das Innere der Velamenzelle hineinragt, also wohl durch Apposition zustande kommt (Abb. 8). Das Bild zeigt deutlich, daß bei *Hoya* zunächst eine Spaltung der sekundären Membran vor sich geht, in die der Stoff eingelagert wird. Die nun folgende allmähliche Erstarkung des Polsters bis zur Fertig-

bildung kann nur durch Intussuszeption erfolgen. Eine Struktur läßt sich gleich nach der Bildung des Polsters nicht erkennen, vielmehr erscheint es als homogene Masse, und erst an älteren Zellen wird all-

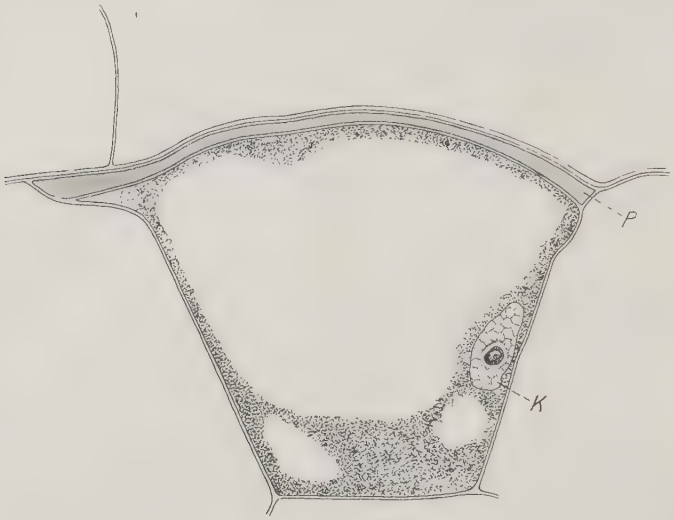

Abb. 8. Wie Abb. 7. Etwas älteres Stadium einer Durchlaßzelle;[Beginn der Anlage eines Polsters.

mählich eine radiale Streifung erkennbar, die sich dann später in einzelne kleine Punkte auflösen läßt (Abb. 6 u. 9).

Kurz erwähnt sei noch einiges über die epidermale Schicht. Bei den angetriebenen Wurzeln zeigten ihre dünnwandigen Zellen einen

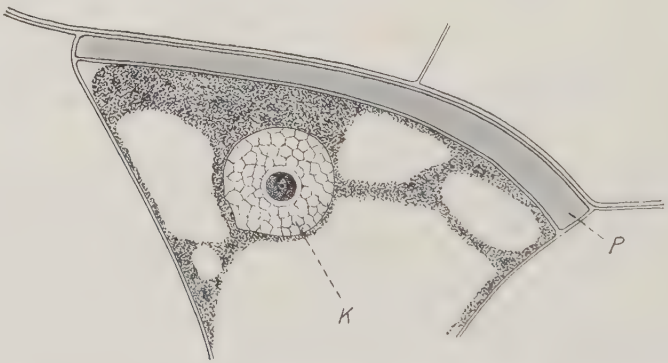

Abb. 9. Wie Abb. 8. Die Ausbildung des Polsters noch weiter vorgeschritten.

außerordentlich reichen Plasmainhalt mit einem etwas größeren Kern, als ihn Exodermiszellen besitzen. Stellenweise traten in diesem Gewebe in einer Zelle zwei Kerne auf (Abb. 7a). Vielleicht hängt das mit dem

anormalen Versuchsbedingungen — dem raschen Treiben — zusammen, das die Bildung einer Membran verhindert haben könnte. Weiter nach

Abb. 10. *Hoya carnosa*, Erdwurzel. Epidermale Schicht und Exodermis. Längsschnitt.

der Basis der Wurzel zu werden die Zellen allmählich plasmaärmer, bis schließlich der Inhalt ganz verschwunden ist und Schrumpfungen der Zellwände eintreten (Abb. 6, Ep.). Eine Auflösung der äußeren Tangentialwand, wie bei *Dischidia*, trat hier nicht ein.

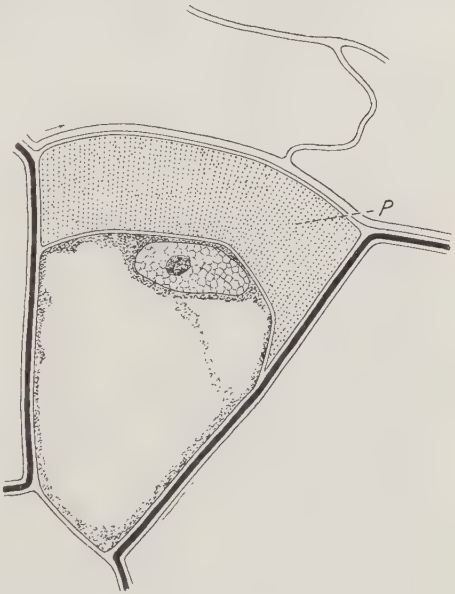

Abb. 11. *Hoya carnosa*, Erdwurzel. Einzelne Durchlaßzelle.

Denselben Fixierungs- und Färbungsmethoden wie die Luftwurzeln wurden Erdwurzeln von *Hoya* unterworfen. Es ließen sich hier die gleichen Verhältnisse wie bei den Luftwurzeln feststellen. Die Annahme, daß die Polster der Durchlaßzellen etwa nur eine Eigenart der Luftwurzeln seien, erwies sich also als falsch. Die in gleicher Zahl in der Exodermis vorhandenen Durchlaßzellen enthalten in der Außenwand gut ausgebildete Polster, die die Punktstruktur sogar noch besser erkennen ließen, als die Luftwurzeln (Abb. 10 u. 11). Die Charakterisierung von Luft- und Erdwurzelexodermen, wie sie seiner Zeit von Höhnel (1877, S. 649) vornahm, läßt sich demnach nicht allgemein aufrecht

erhalten. Allerdings muß bemerkt werden, daß sowohl *Hoya* als auch die gleich zu besprechende *Ceropegia* in der Kultur durch Ableger vermehrt werden. Die Erdwurzeln entsprechen also im Versuchsmaterial nicht der primären Wurzelanlage, sondern sind aus Adventivwurzeln hervorgegangen.

Ceropegia bulbosa.

Frische Luftwurzeln dieser Pflanze wurden ebenfalls mit Chromessigsäure fixiert und in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug wie bei *Hoya* 10 μ.

Im Vergleich mit den oben beschriebenen Wurzeln fiel auf, daß die Luftwurzeln von *Ceropegia* wesentlich feiner gebaut sind. Durchlaß- und verkorkte Zellen wechseln auch hier in der Exodermis fast regelmäßig ab.

Die epidermale Schicht setzt sich aus dünnwandigen, in Richtung der Wurzel gestreckten Zellen zusammen, die vielfach zu verhältnismäßig mächtigen Wurzelhaaren auswachsen. Ihre Mittellamellen sind verholzt, während die sekundären Lamellen aus Zellulose bestehen. Ein Zellinhalt ist nur im jugendlichen Stadium vorhanden.

Bei *Hoya carnosa* wurde schon darauf hingewiesen, daß zwischen den beiden Zelltypen der Exodermis im Alter Größenunterschiede kaum mehr bestehen. Solche fehlen bei *Ceropegia* fast ganz, so daß man erst ein klares Bild der anatomischen Verhältnisse bekommt, wenn die Schnitte mit Sudanglyzerin gefärbt werden. Die verkorkten Exodermiszellen heben sich dann von den ihnen außerordentlich ähnlich sehenden Durchlaßzellen gut ab.

In ihrem Aufbau und ihrer chemischen Natur ähneln alle Zellen der Exodermis den entsprechenden der Dischidien. Die Exodermiszellen sind hier mehr in der Längsrichtung gestreckt, und die Durchlaßzellen haben die Kegelstutzform fast völlig verloren. Das Polster, das sich in einem schmalen Bogen an der Außenwand der Zelle entlang zieht, läßt nur mit Mühe eine Struktur erkennen. An manchen Stellen erscheint es homogen, doch zeigen genügend alte Stadien eine große Anzahl kleiner Punkte. Ob diese auch hier in Radialreihen angeordnet sind, ließ sich bei der außerordentlichen Feinheit nicht erkennen. In seinem chemischen Verhalten ist das Polster dem vorher besprochenen gleich zu setzen.

Protoplasten waren in beiden Zelltypen vertreten. Die Durchlaßzellen haben wiederum ein außerordentlich dichtes, körniges Zytoplasma und gut ausgebildete Kerne, während die Exodermiszellen nur einen wandständigen, in den Schnitten fast stets geschrumpften Plasmaschlauch besitzen, dem ein wesentlich kleinerer Kern eingelagert ist (Abb. 12).

Wenden wir uns nun zur Entwicklungsgeschichte der Exodermen, für deren Studium *Ceropegia* ein ausgezeichnetes Objekt ist. Angaben darüber finden sich bei Krömer (1903, S. 39). Seinen Beobachtungen nach entstehen die „Interkuten" (Exodermen) entweder aus einer den ganzen Vegetationskegel umgebenden Initialschicht, oder zusammen mit der innen angrenzenden Parenchymschicht aus gemeinsamen Urinitialen. Demgegenüber sagt Müller (1906, S. 55), daß bei *Convallaria majalis* die „Interkutis" gemeinsame Initialen mit dem „Epiblem" (epidermale Schicht) hat. An medianen Längsschnitten durch Luftwurzelspitzen war es möglich, den Ursprung der Exodermis einwandfrei festzustellen. Es sind am Vegetationspunkt vier Scheitelzellen bzw. Scheitelzellreihen übereinander vorhanden. Betrachten wir die Abkömmlinge der äußersten Schicht, also des Dermatogens,

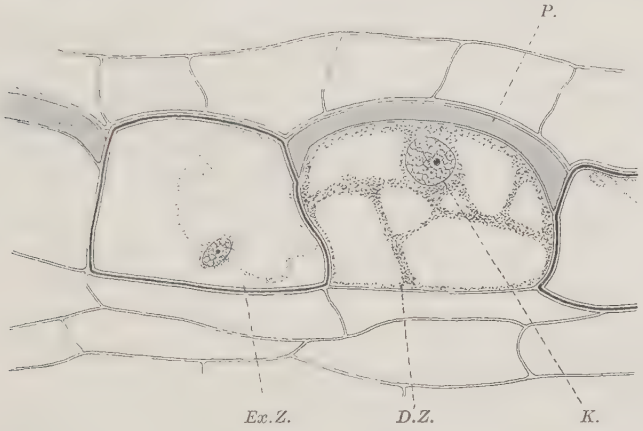

Abb. 12. *Ceropegia bulbosa*, Luftwurzel. Epidermale Schicht und Exodermis.

so sehen wir, daß sie gegen die Spitze zu mehrfach aufspalten, und so die Wurzelhaube bilden. Nach rückwärts setzen sie sich in die epidermale Schicht fort. Das Periblem besitzt zwei übereinanderliegende Scheitelzellen. Die Exodermis findet ihren Ursprung aus der äußeren dieser beiden Scheitelzellen. Die von dieser abstammende Periblemschicht teilt sich in einiger Entfernung von der Spitze nochmals tangential, und die äußere der so entstehenden Zellreihen nimmt sofort ihren exodermalen Charakter an. Die Exodermis ist also als äußerste Rindenschicht aufzufassen.

Die vierte Scheitelzelle ist die Urinitiale für das Plerom. Die Haube hat an Wurzeln, die sich in der Luft entwickeln, ein anderes Aussehen als bei Kultur in Wasser. Bei Luftwurzeln verkorken nämlich die äußeren Partien, und zwar fast immer drei Zellschichten. Dabei entsteht ein Gewebe, das Ähnlichkeit mit der Exodermis besitzt. An solchen

Wurzeln ist demnach die Entwicklung der Exodermis schwer mit Sicherheit festzustellen, an Wasserwurzeln läßt sich ihre Entstehung aber ohne jede Schwierigkeit verfolgen. Solche Wurzelhaubenverkorkungen wurden schon von früheren Autoren beobachtet und sind als Schutzmittel gegen Austrocknung des Wurzelmeristems an Luftwurzeln leicht verständlich. Erst kurz vor dem Aufhören der Wurzelhaube läßt sich die erste Ausbildung eines Polsters wahrnehmen, die gleichzeitig mit der Anlage einer Korklamelle in den Exodermiszellen stattfindet.

Es stimmt dieses überein mit Beobachtungen van Wisselinghs (1886, S. 14) und Krömers (S. 54) bei *Funkia ovata* und *Convallaria majalis*.

Besondere Beachtung verdient nun noch ein merkwürdiges Verhalten der Zellkerne, das bei *Ceropegia* sehr häufig in der jungen Exodermis — seltener in angrenzenden Teilen des Periblems — festzustellen war. In mehreren aufeinander folgenden Zellen (oft bis zu 12) gab der Kern seine normale Form auf und legte sich wie ein Balken quer durch die Zelle. Er erschien vollkommen homogen und stark lichtbrechend. An den Berührungsstellen mit den Zellwänden lagerten sich die bei den Luftwurzeln vielfach in diesem Gewebe vorkommenden Chromatophoren an. Die eigentümliche Kernform scheint rein physikalisch, nämlich durch Adhäsion bedingt zu sein. Der in jugendlichem Zustande im Verhältnis zur Zelle sehr große Kern berührt in diesem Stadium fast immer die radialen Wände. Beim weiteren Wachstum der Zelle bleibt er an diesen haften und wird in die Länge gezogen. Wird die Spannung zu groß, so wird die Verbindung mit einer Seite aufgegeben, und der Kern liegt in Form einer Halbkugel nur noch einer Wandfläche an. Mit der Ausbildung des Polsters haben diese „Zellkernbrücken" nichts zu tun; denn einmal treten sie in einer ununterbrochenen Reihe auf, und zweitens finden sie sich auch in anderen Gewebepartien, in denen sie radiale Richtung einnehmen.

Ein auffallender Unterschied zwischen den Luftwurzeln und Erdwurzeln der *Ceropegia* ist nicht vorhanden. Die Exodermen gleichen sich in ihrem Bau vollkommen, doch ist das Polster der Durchlaßzellen bei Erdwurzeln etwas gröber strukturiert, so daß man leicht die einzelnen Löcher wahrnehmen kann.

Anschließend sei noch auf einen Versuch, der mit den Luftwurzeln angestellt wurde, eingegangen, da er Aufschluß gibt über die Funktion des Polsters.

Es wurden sehr stark verdünnte Lösungen von Methylenblau und Eosin hergestellt, und die Wurzeln verschieden lang ihrer Einwirkung ausgesetzt. Mit Eosin waren die Resultate weniger klar, so daß nur auf die mit Methylenblau eingegangen werden soll. Nach jedem Versuch wurden Freihandschnitte in der Längsrichtung angefertigt. Bei

einer Einwirkungsdauer der Lösung von 6 Stunden war eine intensive Färbung der Polster eingetreten, während alle anderen Gewebepartien unberührt davon blieben. Durch eine Erhöhung der Versuchsdauer auf 24 Stunden wurde erreicht, daß nunmehr der Farbstoff schon in das Innere der Durchlaßzelle eingedrungen war und der Protoplast schwach bläulich erschien. Wurden die Wurzeln 48 Stunden in der Lösung gelassen, sa war der Farbstoff schon teilweise in die verkorkten Exodermiszellen eingedrungen und färbte deren Protoplasten ganz schwach bläulich grün. Es ist auf diese Weise bewiesen, daß das Polster gelöste Stoffe leicht und schnell absorbiert und allmählich an die unteren Partien abgibt. Ähnliches fand GOEBEL (1922) für *Agapanthus*; die Durchlaßzellen dieser Pflanze speichern rasch Naphtolgelb ohne abzusterben.

Pflanzen nur mit Erdwurzeln.

Die folgende Gruppe umfaßt eine Reihe Asclepiadaceen, die nur Erdwurzeln aufweisen, und zwar sollen zuerst succulente Pflanzen und zum Schluß solche ohne besondere Anpassungsmerkmale behandelt werden.

Nachdem bei den Erdwurzeln von *Hoya* und *Ceropegia* eine Exodermis gefunden worden war, die in allen Einzelheiten bis auf die feinere Struktur des Polsters mit der der Dischidien übereinstimmte, lag es

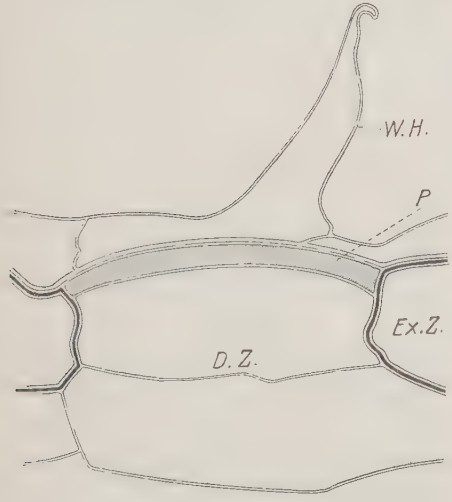

Abb. 13. *Huernia macrocarpa*, etwas älteres Stadium mit fertig ausgebildetem Polster.

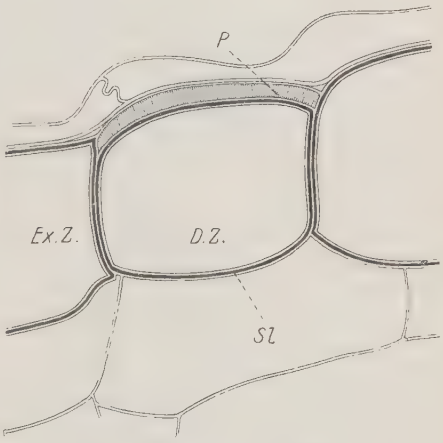

Abb. 14. Wie Abb. 13. Die Durchlaßzelle hat eine Suberinlamelle *Sl* angelegt.

nahe, daß man bei dieser Gruppe auf dieselben Einrichtungen stoßen würde. Von sukkulenten Pflanzen wurden untersucht *Huernia macrocarpa* SCHWEINF. (Alkoholmaterial) und *Stapelia trifida* TODARO (frische Keimwurzeln).

Beide besitzen, wie erwartet, dieselbe Ausbildung der epidermalen Schicht und Exodermis, wie die im Vorhergehenden behandelten

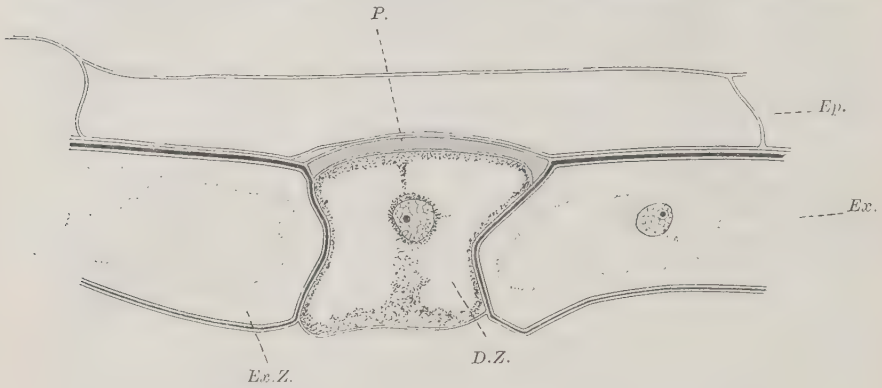

Abb. 15. *Stapelia trifida.* Epidermale Schicht und Exodermis. Längsschnitt.

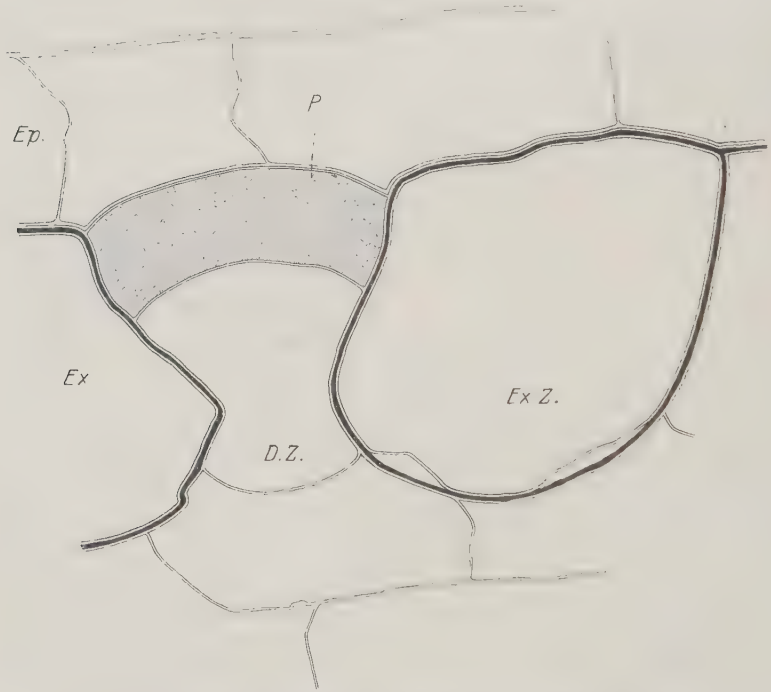

Abb. 16. *Marsdenia Condurango.* Epidermale Schicht und Exodermis. In der Zelle Ex. Z. ist die innere Zelluloselamelle teilweise losgelöst. Längsschnitt.

Asclepiadaceen, so daß es genügt, wenn nur die wichtigsten Punkte hervorgehoben werden.

Huernia macrocarpa bildet in der Exodermis nahezu gleichförmige Zellen aus, doch lassen sich die Durchlaßzellen, die hier nicht so zahlreich wie z. B. bei den Dischidien auftreten, sehr leicht durch das auch hier stark lichtbrechende Polster erkennen, dessen Aussehen und Struktur sehr an das von *Ceropegia*-Luftwurzeln erinnert. Erst an älteren Stadien tritt eine deutliche, punktförmige Struktur hervor mit schwacher Andeutung von Radialreihen. An Schnitten durch ältere Wurzelteile erkennt man, daß auch hier eine Inaktivierung der Durchlaßzellen durch Anlage einer Korklamelle eintritt (Abb. 13 u. 14).

Abb. 17. *Asclepias syriaca*. Jüngeres Stadium der Exodermis; die Durchlaßzelle D. Z. hat noch kein Polster angelegt. Längsschnitt.

Über die Protoplasten ließ sich bei *Huernia* keine genügende Klarheit gewinnen, da diese durch die Alkoholbehandlung stark geschrumpft waren, und im übrigen auch nur Freihandschnitte möglich waren. Besser waren die Bilder, die von *Stapelia trifida* erhalten wurden. Die Keimwurzeln wurden mit Chromessigsäure fixiert, in Paraffin eingebettet und 10 μ stark geschnitten. Gefärbt wurde wie bei *Hoya* und *Ceropegia* mit Hämatoxylin, Methyleosin und Sudanglyzerin. Die Wurzel zeichnet sich aus durch außerordentlich langgestreckte Zellen in der epidermalen Schicht, die auch hier Wurzelhaare ausbilden, und in der Exodermis, die nur seltener von kürzeren Durchlaßzellen unterbrochen wird (nach etwa 3—4 Exodermiszellen eine Durchlaßzelle). Die Verkorkung der Wände weicht hier erstmalig von den besprochenen Typen ab, insofern, als die Außenwände dickere Suberinlamellen anlagern als alle inneren (Abb. 15). Über die Durchlaßzellen läßt sich sagen, daß sie das Polster relativ dünn anlegen, und daß es auch bei stärkster Vergrößerung weder Löcher

noch eine Streifung erkennen läßt, so daß es völlig homogen erscheint. Bei den Protoplasten konnten hier die schon erwähnten Verhältnisse konstatiert werden, ein dichtes und reichliches Zytoplasma mit gut ausgebildetem Kern in den Durchlaßzellen, und ein dünner, fast hyaliner Plasmaschlauch mit einem etwas kleineren Kern in den Exodermis zellen (Abb. 15).

Die letzte der aufgestellten Gruppen umfaßt die Erdwurzeln von *Marsdenia Condurango* Rchb. fil., *Gomphocarpus macroglossus* Turcz., *Cryptolepis* sp. und *Asclepias syriaca* L.

Im allgemeinen läßt sich darüber sagen, daß hier die anatomischen Verhältnisse den bisherigen Befunden bis auf einige wenige Abweichungen entsprechen. So weist z. B. *Asclepias syriaca* in beiden Außen-

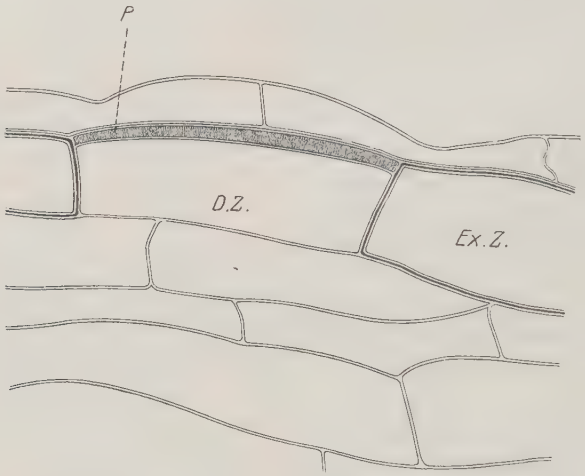

Abb. 18. Wie Abb. 24. Ausgebildete Exodermis.

schichten sehr lang gestreckte Zellelemente auf; bei *Gomphocarpus macroglossus* sind sie wieder etwas kürzer, und *Marsdenia Condurango* bildet Zellen, die wieder mehr dem Typ der Dischidien gleichkommen (Abb. 16—18). Das weitaus mächtigste Polster – es nimmt nahezu ein Drittel der Zelle ein — besitzt von den vier genannten Pflanzen *Marsdenia Condurango* (Abb. 16). Die poröse Struktur ist außerordentlich fein und läßt sich nur einwandfrei mit dem 2 mm Apochromat nachweisen. Eine Abweichung machte sich hier bei Behandlung mit Sudanglyzerin in der Färbung bemerkbar. Während bei allen anderen Objekten nie eine Veränderung der Polster eintrat, nahmen sie bei *Marsdenia* mit Sudan einen bräunlich gelben Ton an. Die Verteilung der Durchlaßzellen in der Exodermis entspricht der bei *Dischidia*, also regelmäßig wechselnd. Gleiches konnte bei *Cryptolepis* festgestellt

werden, doch hat hier das Polster geringere Dicke, wobei aber die radiale Struktur erhalten bleibt.

Weniger zahlreich und schwächer in der Ausbildung der Polster sind die Durchlaßzellen bei den beiden nächsten Pflanzen, *Gomphocarpus* und *Asclepias*. Bei stärkster Vergrößerung läßt sich bei ersterer noch die radiale Punktstruktur nachweisen, während letztere nur eine Radialstreifung erkennen läßt (Abb. 18).

Von *Asclepias* sei noch erwähnt, daß sie die Polster an den Keimwurzeln erst in einem beträchtlich größeren Spitzenabstand ausbildet, als es bei allen anderen untersuchten Wurzeln der Fall ist (Abb. 17).

Zusammenfassung und Schluß.

Wie aus den vorliegenden Ergebnissen ersichtlich, besitzen sämtliche untersuchte Luft- und Erdwurzeln der Asclepiadaceen eine Exodermis, die der Krömerschen Kurzzellen-Interkutis entspricht, d. h. sie setzt sich zusammen aus verkorkten Exodermiszellen und unverkorkten bis auf die Außenwand zartwandigen Durchlaßzellen. Bis auf wenige Ausnahmen wechseln diese beiden Zellarten regelmäßig miteinander ab.

Entwicklungsgeschichtlich geht die Exodermis aus einer gemeinsamen Urinitiale mit dem Periblem hervor, von dem es sich sehr früh durch Ausbildung des entsprechenden Zellcharakters unterscheidet. Die Exodermiszellen legen ihre Korklamellen noch unter der Wurzelhaube an, und fast zu gleicher Zeit beginnt in den Durchlaßzellen der Aufbau des Polsters. Dieses entsteht durch Spaltung der Außenwand, genauer gesagt, ihrer sekundären Lamelle und Einlagerung eines stark lichtbrechenden Stoffes, der sich als verholzte Zellulose erwiesen hat, in die gebildete Lücke. Auch die weitere Verdickung geht durch typische Intussuszeption vor sich (Abb. 8 u. 9).

Während in den untersuchten jugendlichen Stadien das Polster ziemlich schwach ausgebildet ist und abgesehen von einer gelegentlich zu beobachtenden radialen Streifung keine feinere Struktur erkennen läßt, konnte eine solche an älteren Zellen überall nachgewiesen werden. Bei *Ceropegia bulbosa* (Luftwurzeln) und *Asclepias syriaca* (Keimwurzeln) erkennt man nur eine radiale Streifung. Bei den übrigen Formen besteht das Polster aus einer von unzähligen kleinsten kugeligen Hohlräumen durchsetzten Substanz, die allseits von einer Membran umgeben ist. Am deutlichsten ausgebildet finden wir die Struktur bei *Dischidia Griffithii*, wo die Löcher mit großer Regelmäßigkeit in radial angeordneten Reihen verlaufen. Gerade noch als Punkte zu erkennen sind die Löcher bei *Gomphocarpus macroglossus*. Zwischen diesen beiden Extremen finden nun die verschiedensten Übergänge statt. Hervor-

gehoben sei auch noch einmal an dieser Stelle, daß sich Unterschiede zwischen Luft- und Erdwurzeln nirgends feststellen ließen.

Ohne Zweifel stehen die Durchlaßzellen oder Kurzzellen und ihre Polster in engem Zusammenhange mit der Absorption des Wassers und der darin gelösten Nährstoffe. Zeichnen sich doch diese Zellen durch den Mangel einer Verkorkung, außerordentlich zarte Innenwände und durch einen mächtigen Protoplasten im Gegensatz zu den Exodermiszellen aus. Gerade letzterer Umstand deutet auf eine sehr rege Aktivität der Zellen hin. In hervorragender Weise ist auch das Polster dieser Funktion angepaßt. Dadurch, daß es mehr oder weniger große Löcher aufweist, die in tangentialer Richtung nur durch ganz zarte Membranstreifen voneinander getrennt sind und genau radiale Richtung innehalten, werden zweierlei Dinge gewährleistet, nämlich leichte Speicherung von Wasser und eine leichte Weiterleitung in das Zellinnere. Dies ließ sich auch experimentell durch Farbstoffaufnahme bei *Ceropegia* bestätigen. Schließlich wird durch die erhebliche Dicke des verholzten Polsters ein guter Transpirationsschutz bewirkt. Ähnlichen Dingen begegnen wir auch bei den Orchideen-Luftwurzeln, über die Leitgeb (1864 und 1865) und Meinecke (1894) berichteten. Zwar wird dort das Polster — Meinecke nennt es Faser- oder Stabkörper — vom Protoplasten der über der Durchlaßzelle befindlichen Velamenzelle gebildet; auch ist es nicht von einer besonderen Membran gegen das Zellinnere zu abgegrenzt. Doch liegt der Körper an der gleichen Stelle, seine Struktur ist eine verhältnismäßig ähnliche und seine stoffliche Natur die gleiche. Verschiedentlich (vgl. Goebel 1922) wurde darauf hingewiesen, daß man in den Faserkörpern wahrscheinlich nicht nur ein Reservoir zur Wasseraufnahme (Leitgeb 1865), sondern vielleicht sogar eine Art Adsorptions- und Kondens-Apparat für Gase erblicken könne. Eine solche Funktion wäre der Struktur der Körper nach verständlich. Ob sie nun tatsächlich zutrifft, bedarf noch genauerer Untersuchung; kommt sie aber den Faserkörpern der Orchideen zu, dann wäre sie auch für die Polster der Asclepiadaceen zu erwarten.

Allem Anschein nach sind verdickte Außenwände bei Durchlaßzellen keine seltenen Erscheinungen. Schon Juel schreibt (1884, S. 8), daß „die Außenwände der Kurzzellen vielfach auf irgendeine Art verdickt sind", und auf Seite 10 derselben Arbeit von *Haemanthus*, *Clivia* u. a., daß „die Verdickung durch Ablagerung einer ziemlich dicken Masse gebildet wird". Eingehender beschreiben van Wisselingh (1886, S. 8) und später Krömer (1903, S. 53 u. 55) und Müller (1906, S. 55) solche Außenwände. Neuerdings bildet sie Goebel (1922) für Amaryllidaceen ab, die auch „Stabkörper" im Velamen besitzen. Anscheinend treten die Verdickungen aber nur an xerophilen Formen auf, sie fehlen z. B. dem hygrophilen *Crinum aquaticum*.

Nach den Beobachtungen der genannten Autoren handelt es sich um kappenartige Verdickungen der Außenwand. In allen Fällen wurden die Kappen als verholzt bezeichnet, eine Struktur in ihnen aber nicht erkannt. Von Asclepiadaceen sind früher *Hoya carnosa* und *Vincetoxicum officinale* studiert worden; aber von einer Verdickung der Außenwand wird bei ersterer nichts erwähnt; ebensowenig von einer feineren Struktur bei beiden. Ich habe daraufhin Schnitte durch Wurzelspitzen von *Vincetoxicum* angefertigt und gefunden, daß wie bei allen anderen Asclepiadaceen auch hier nicht ein homogener Körper, sondern ein Polster vorliegt, das eine Radialstreifung besitzt, hervorgerufen durch feine Punktreihen. Es bleibt nun noch nachzuprüfen, ob auch in den verdickten Außenwänden der Durchlaßzellen anderer Pflanzenfamilien eine ähnliche Struktur vorliegt.

Wie schon früher erwähnt wurde, tritt die Außenwandverdickung bei den vielfach xerophilen Amaryllidaceen auf, nicht aber bei einer Wasserpflanze aus dieser Familie. Auch die Asclepiadaceen sind eine ausgesprochen, zum Teil sogar extrem xerophile Familie; es hat also den Anschein, als ob es sich bei der Außenwandverdickung der Durchlaßzellen um ein xerophiles Merkmal handle, bzw. um eine Eigenschaft, die xerophile Lebensweise mit ermöglicht. Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Formen, besonders den Epiphyten treten nur sehr spärliche und auffallend feste, zum Teil verholzte Wurzelhaare auf, deren Ausgabe wohl mehr die ist, die Pflanze am Substrat zu befestigen, als Wasser aufzunehmen. Es ist anzunehmen, daß die in diesen Fällen in so großer Anzahl vorhandenen Durchlaßzellen direkt als Absorptionsorgane dienen; besonders bei *Dischidia*, wo sie durch Auflösung der Außenwand der epidermalen Schicht freigelegt werden; die Trichterform der Zellen ist dafür vorteilhaft, da durch sie außen eine Vergrößerung der absorbierenden Oberfläche geschaffen wird, innen durch die Verengung eine Verkleinerung der durchlässigen Stelle, also ein Schutz gegen Wasserverlust. Im allgemeinen läßt sich bei den von mir untersuchten Asclepiadaceen deutlich erkennen, daß den mehr xerophilen Formen kräftiger ausgebildete Polster mit größeren Poren zukommen. Das zeigen besonders die xerophilen Dischidien, die die gröbste Struktur aufweisen. Sie stammten von Originalstandorten, ebenso die mit mächtigem großlöcherigem Polster ausgestattete *Marsdenia Condurango*, von der mir nicht bekannt ist, inwieweit sie als xerophil anzusprechen ist. Es folgt in abnehmender Ausbildung des Polsters *Hoya* (feucht gezogen), *Huernia*, *Stapelia*, *Ceropegia* (letztere halb in Wasser kultiviert), *Gomphocarpus* und mit wenig dicken Polstern, die uns nur noch Streifen erkennen lassen, die nichtxerophilen Formen, wie *Asclepias* und *Vincetoxicum*. Die Polsterbildung ist also eine Eigenheit der Asclepiadaceenexodermis überhaupt und erfährt bei xerophilen Formen eine besonders

gute Ausbildung. Der Fall liegt also ähnlich wie bei dem Velamen, das nach GOEBEL (1922) auch an Erdwurzeln von Amaryllidaceen, Orchidaceen usw. auftreten kann, seine ausgiebigere Entwicklung aber erst bei xerophilen Formen, bzw. Epiphyten, erhält.

Literaturverzeichnis.

Goebel, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen. I. Teil, 188. Marburg 1889. — Ders.: Erdwurzeln mit Velamen. Flora, N. F. **115.** 1922. — **Groom, P.:** On *Dischidia Rafflesiana* (Wall.). Ann. of botany **7,** 223. 1893. — **Haberlandt, G.:** Physiologische Pflanzenanatomie. VI. Aufl. Leipzig 1924. — **Hoehnel, Fr. von:** Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **76,** 507, I. Abt. 1877. — **Juel, H. O.:** Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzel. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. **9,** Nr. 9. Meddelanden fran Stockholms. Högskola Nr. 18, Stockholm 1884. — **Keller, L.:** Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dikotyledonen. Dissertation. Heidelberg 1889. — **Krömer, Karl:** Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzeln. Bibliotheca botanica. H. **59.** Stuttgart 1903. — **Leitgeb, H.:** Zur Kenntnis der *Hartwegia comosa* (Nees.). Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **49,** 1. Abt. 1864. — Ders.: Über kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen. Ebenda. — Ders.: Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **24,** 179. 1865. — **Meinecke, A.:** Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora, N. F. **133.** 1894. — **Müller, Heinrich:** Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. Botan. Zeitg. **64,** 53. 1906. — **Nicolai, O.:** Das Wachstum der Wurzel. Schriften der physikal. ökonom. Ges. in Königbserg **7.** 1865. — **Plaut, Menko:** Über die Veränderungen im anatomischen Bau der Wurzel während des Winters. Jahrb. d. wiss. Botanik **48.** 1910. — **Scott** and **Sargant:** On the Pitchers of *Dischidia Rafflesiana* (Wall.). Ann. of Botany **7,** 243. 1893. — **Wisselingh, C. van:** Sur l'endoderme. Extrait des Archives Néerlandais **20.** 1888. — **Zacharias, E.:** Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. Botan. Zeitg. **37,** 618. 1879.

Lebenslauf.

Als Sohn des Apothekenbesitzers Dr. Arthur Francke und seiner Ehefrau Mathilde, geb. Krenzlin, wurde ich am 8. April 1899 zu Könnern a. S. geboren. Von Ostern 1905 bis 1907 besuchte ich die Volksschule zu Adlershof bei Berlin, von 1907 bis 1908 die erste Vorschulklasse des Lyceums zu Berlin-Oberschöneweida, 1908 bis 1911 das ebendaselbst befindliche Reform-Realgymnasium bis zur Quarta. 1911 siedelten meine Eltern nach Berlin über und dort besuchte ich bis Oktober 1914 die Friedrichs-Werdersche Oberrealschule. Von Oktober 1914 bis Ostern 1915 war ich auf der Oberrealschule zu Görlitz, da meine Eltern nach Lauban in Schlesien gezogen waren. Da zu meinem späteren Beruf Latein notwendig war, wechselte ich nochmals die Schule und besuchte bis zu meiner Einberufung zum Heeresdienst im Juni 1917 das Reform-Realgymnasium zu Görlitz, und zwar bis zur Obersekunda. Meine militärische Ausbildung erfuhr ich bei dem Feld-Art. Reg. 41 zu Glogau. Von Juli 1918 bis Dezember 1918 gehörte ich dem aktiven Reg. F. A. R. 41 an. Nach meiner Entlassung aus dem Heeresdienst nahm ich an einem Kriegsteilnehmerkursus an der Oberrealschule zu Görlitz teil und legte Oktober 1919 das Abiturienten-Examen ab. Von dieser Zeit an bis Juli 1921 war ich als Apothekerlehrling in der väterlichen Apotheke tätig. Nach bestandenem pharmazeutischen Vorexamen in Liegnitz konditionierte ich bis Ostern 1922 in einer Magdeburger Apotheke. Zu Beginn des Sommersemesters 1922 ging ich zum Studium nach München. Seit Wintersemester 1923/24 besuchte ich die Universität Rostock und legte hier im November 1924 mein pharmazeutisches Staatsexamen ab.

Rostock, den 22. Juni 1926.

Arthur Francke.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.